© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Verzögerte Abwanderung und gemeinschaftliche Jungenfürsorge: Anpassungen des Alpenmurmeltieres (*Marmota marmota*) an eiszeitliche Lebensbedingungen

W. Arnold & F. Frey-Roos

Abstract

The species of the genus *Marmota* exhibit very different social organisations, virtually due to variation of a single factor – the age when offspring leave the natal unit in order to search for an opportunity to reproduce. Offspring of species living in harsh habitats with short growing seasons and severe winters, like the alpine marmot (*Marmota marmota*), disperse late and hence large groups develop. Three hypotheses for the evolution of delayed dispersal are evaluated here: (1) prolonged parental investment into offspring, i.e. prolonged tolerance in the natal group is required for achieving an offspring' size that is sufficient for successful dispersal. (2) Avoidance of the high dispersal risk causes offspring to stay as long as possible in their natal group, and (3) offspring remain in the natal group because they are needed as "helpers" for warming juveniles during hibernation.

Our data support each of these hypotheses to some degree, but none of them can sufficiently explain postponed dispersal in alpine marmots. Thus, a dynamic model integrating all empirically measured fitness consequences of delayed dispersal was developed in order to determine the optimal, evolutionary stable age of dispersal. The model showed that age, the chance of becoming territorial by dispersing or by staying at home, the chance of dying by either option, as well as fitness gains while in subordinate rank are most important.

The model predicted that for maximizing life-time reproductive success alpine marmots should disperse on average at the age of three years, and females earlier than males. Both predictions of the model are consistent with our field data, validating that group hibernation and warming young of the year during winter are key variables for understanding the evolution of delayed dispersal and hence sociality in marmots.

Stapfia 63,
zugleich Kataloge des OÖ. Landesmuseums,
Neue Folge Nr. 146 (1999), 33-42

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Einleitung

Die Arten der Gattung *Marmota* sind sich in ihrem äußeren Erscheinungsbild und den grundlegenden biologischen Kenngrößen sehr ähnlich und für den Laien oft kaum zu unterscheiden. Bezüglich der sozialen Organisation existieren jedoch gewaltige Unterschiede: Das Waldmurmeltier (*M. monax*), das ein riesiges Areal in den Flachlandgebieten des nordamerikanischen Kontinents besiedelt, lebt einzelgängerisch und ist gegen Artgenossen sehr unverträglich. Die Jungtiere verlassen bei dieser Art noch im Geburtsjahr ihre Mutter. Beim Gelbbauchmurmeltier (*M. flaviventris*) der Rocky Mountains wandern die Jungen gewöhnlich nach der ersten Überwinterung ab, in tieferen Lagen mitunter auch schon im Geburtsjahr, in alpinen Lagen oft erst nach der zweiten Überwinterung. Ein Teil der Töchter verbleibt bei dieser Art sogar zeitlebens bei ihren Müttern. Dadurch entstehen sogenannte "Matrilinien", Gruppen aus mehreren Weibchen, die von einem, in der Regel nicht verwandten Männchen gegen Konkurrenten verteidigt werden (Haremsbildung). Alle anderen Murmeltierarten leben, soweit bekannt, in erweiterten Familiengruppen, in denen sich, trotz der Anwesenheit mehrerer erwachsener Tiere, pro Jahr höchstens ein Weibchen fortpflanzt. Diese Arten, zu denen auch das Alpenmurmeltier (*M. marmota*), gehört, besiedeln typischerweise alpine Gebiete, bzw. nördliche Breiten, also Lebensräume mit unwirtlichem Klima. Bei diesen hochsozialen Arten verlassen die Nachkommen ihre Geburtsfamilie nicht vor dem Erreichen der Geschlechtsreife, frühestens nach der zweiten Überwinterung und nicht selten erst Jahre später (ARMITAGE 1999, ARNOLD 1993b, BARASH 1989, ARMITAGE 1984).

Vereinfacht läßt sich sagen, daß die enormen Unterschiede in der sozialen Organisation zwischen den einzelnen Murmeltierarten sich im Wesentlichen auf Unterschiede in einem einzigen Merkmal zurückführen lassen – das Alter, mit dem der Nachwuchs die Geburtsgruppe verläßt. Je höher über dem Meer bzw. je weiter nördlich das Verbreitungsgebiet einer Art liegt, desto später wandern die Jungtiere zur Suche nach einem eigenen Fortpflanzungsgebiet ab und desto ausgeprägter ist die Tendenz zur Bildung von Großfamilien. Die Frage, ob soziales Leben bei Murmeltieren eine Anpassung an die harten Umweltbedingungen in Lebensräumen mit nach wie vor eiszeitlichem Charakter darstellt, läßt sich also auf die der Frage reduzieren, warum dort die späte Abwanderung von Jungtieren aus der Elternfamilie von Vorteil ist.

In diesem Zusammenhang wurden drei Hypothesen zur Evolution verzögerter Abwanderung und Sozialität bei Murmeltieren formuliert:

(1) Die Jungen brauchen in alpinen Lebensräumen länger, um erwachsen zu werden und werden deshalb länger geduldet (BARASH 1974). Späte Abwanderung ist daher als „verlängerte Brutpflege" aufzufassen, mit der die Eltern die Chancen ihres Nachwuchses auf eine erfolgreiche Abwanderung erhöhen (ARMITAGE 1987).

(2) Mit der Abwanderung ist ein hohes Risiko verbunden, besonders in alpinen Habitaten mit harten Winterbedingungen. Die Nachkommen versuchen dieses Risiko zu vermeiden und bleiben deshalb solange wie möglich in der Elternfamilie.

(3) Jungtiere können in alpinen Lebensräumen ihren ersten Winter nur überleben, wenn sie während des Winterschlafes gewärmt werden (siehe Kap. „Winterschlaf"). Ältere Geschwister unterstützen die Eltern bei dieser Aufgabe. Sie bleiben in der Geburtsfamilie, weil sie als Helfer gebraucht werden.

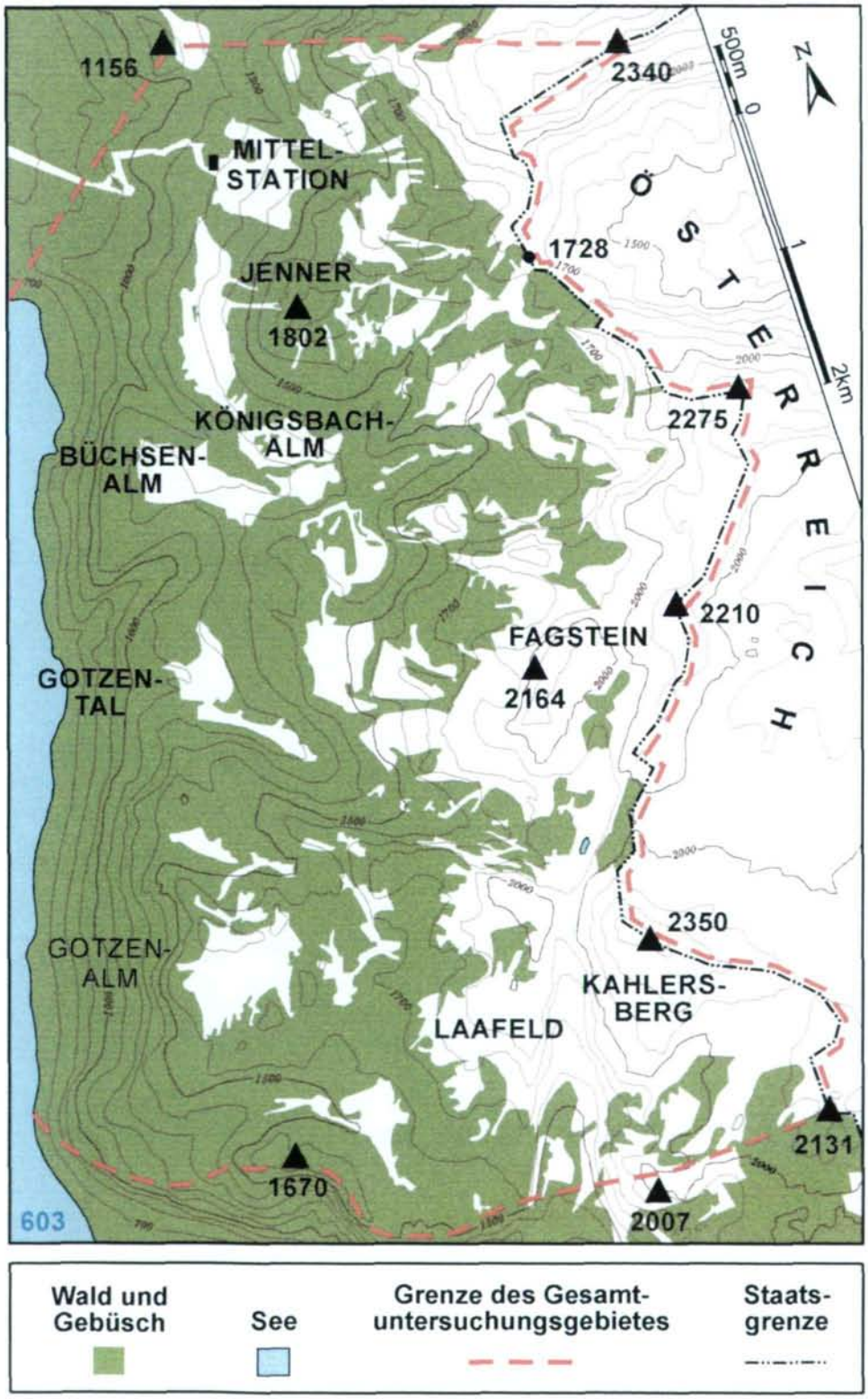
Material und Methoden

Um verhaltensökologische Hypothesen wie die eben genannten zu überprüfen, ist es erforderlich, die Auswirkungen des zu untersuchenden Merkmales auf den Lebenszeitfortpflanzungserfolg abzuschätzen. Unsere Langzeitstudie an Alpenmurmeltieren im Nationalpark Berchtesgaden (Deutschland) wurde mit dieser Zielsetzung begonnen und erbrachte nach 14 Jahren derartige Daten in ausreichender Menge.

Die Untersuchungsflächen des Hauptuntersuchungsgebietes befanden sich auf Almen in 1100-1500 m Seehöhe (Abb. 1). Diese Almen liegen unterhalb der Baumgrenze und stellen für die Murmeltiere in Berchtesgaden wichtige sekundäre Lebensräume dar, die der Mensch schon vor Jahrhunderten durch Rodungen geschaffen hat und im Zuge der Almwirtschaft durch regelmäßiges Entfernen der aufkommenden Bäume offenhält.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 1:
Das Untersuchungsgebiet der Langzeitstudie am Alpenmurmeltier im Nationalpark Berchtesgaden am östlichen Rand des Königssees. Das Hauptuntersuchungsgebiet, in dem alle Murmeltiere individuell markiert waren, lag auf der Königsbach-, Büchsen- und Gotzentalalm. Im größeren Gesamtuntersuchungsgebiet wurde erhoben, wieviele Murmeltiergruppen dort leben, wieviele zeitweilig nicht besetzte Territorien es in diesem Gebiet gibt, wie aus dem Hauptuntersuchungsgebiet abgewanderte Tiere dieses Gebiet absuchen, welchen Gefahren sie ausgesetzt sind und wo sie letztlich wieder ansässig wurden.



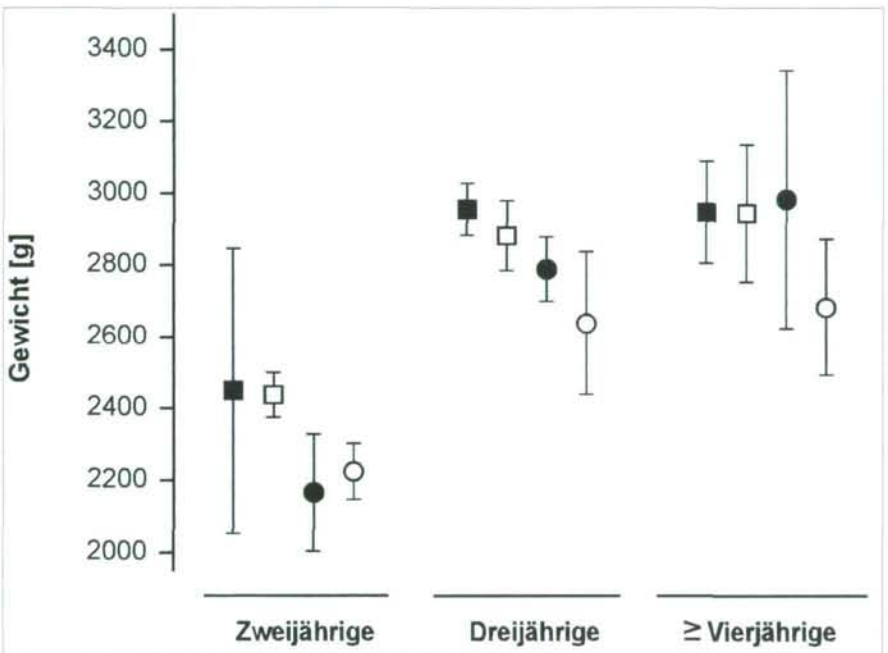
Von 1982-1996 wurden alle Murmeltiere in dem insgesamt knapp 1 km² großen Hauptuntersuchungsgebiet wenigstens einmal pro Jahr mit Drahtkastenfallen gefangen (jährlich etwa 90-130 Tiere in 20-23 Gruppen). Aus der Falle wurden die Tiere in einen aus festem Stoff gefertigten Sack entlassen. Die Bedeckung des Kopfes mit dem dunklen Tuch beruhigte die Tiere und der konische Zuschnitt des Sackes engte ihre Bewegungsmöglichkeiten soweit ein, daß die erforderlichen Messungen und Probenentnahmen rasch und ohne nennenswerte Beeinträchtigung der Tiere durchgeführt werden konnten. Gefangene Tiere wurden zunächst mit einer Federwaage auf 50 g genau gewogen. Zur Ermittlung weiterer Daten (z. B. Geschlecht, Erkennung der individuellen Tätowiernummer (s. u.), Messung der Fußlänge und Hodengröße) und zur Entnahme von Blutproben (für Verwandtschaftsuntersuchungen (s.u.) und endokrinologische Untersuchungen (siehe Kap. „Reproduktion und Paarungssystem bei Alpenmurmeltieren") konnte durch einen, am Fangsack längsverlaufenden Klettverschluß jede beliebige Körperstelle der Tiere erreicht werden. Zur Messung der Kopflänge und Begutachtung des allgemeinen Zustandes (Ernährung, Verletzungen, Bißwunden) wurden die Murmeltiere anschließend am Nackenfell aus dem Fangsack herausgenommen. War ein Tier bisher noch nie gefangen worden, dann wurde zur künftigen Identifikation eine dreistellige Nummer in die Haut im Leistenbereich tätowiert. An dieser grünen Nummer blieb das Murmeltier zeitlebens bei jedem Wiederfang sicher erkennbar. Um die Individuen auch aus größerer Entfernung unterscheiden zu können, wurden die Tiere zusätzlich mit Fellfarbe mit einer zweistelligen Rückennummer versehen und das Gesicht mit maximal drei Punkten markiert. Diese Fellmarkierungen wurden nach jedem Fellwechsel erneuert.

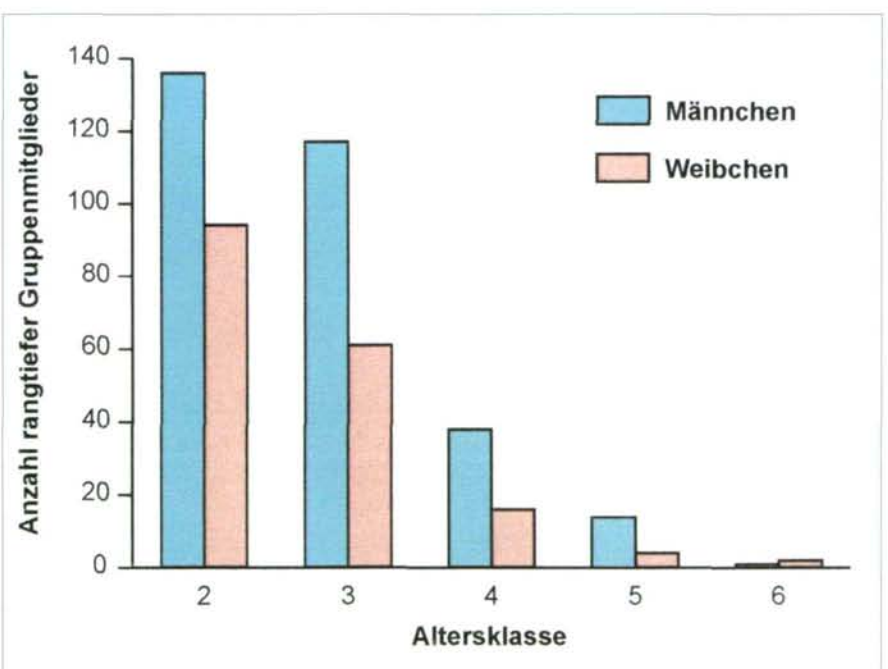
Jungtiere wurden unmittelbar nach dem ersten Erscheinen vor dem Wurf-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 2:
Körpergewichte erwachsener, rangtiefer Alpenmurmeltiere nach dem Erwachen aus dem Winterschlaf, d.h. unmittelbar vor der Jahreszeit, während der die meisten Abwanderer ihre Geburtsgruppe verließen (Mittelwerte und 95% Vertrauensbereiche, Quadrate: Männchen, Kreise: Weibchen, ausgefüllte Symbole: Abwanderer, offene Symbole: Tiere, die noch ein weiteres Jahr in der Geburtsgruppe verblieben, nach ARNOLD 1995).

bau Anfang Juli gefangen, noch bevor sie sich weiter vom Wurfbau entfernten und eventuell mit Jungen aus benachbarten Gruppen vermischten. So war eine eindeutige Bestimmung der leiblichen Mutter möglich. Zur Untersuchung der Vaterschaft wurden geeignete genetische Marker herangezogen (polymorphe Blutproteine, DNA-fingerprinting). Aus den erhobenen Daten ließ sich das Paarungs- und Sozialsystem bestimmen, ebenso der Einfluß der Gruppengröße und -zusammensetzung auf Fortpflanzungsrate, Winter- und Sommersterblichkeit und auf die jahreszyklischen Gewichtsveränderungen. Einem Teil der Tiere wurden temperaturempfindliche Miniatursender in die Bauchhöhle implantiert, um den Körpertemperaturverlauf während des Winters zu registrieren (siehe Kap. „Winterschlaf des Alpenmurmeltieres"). Diese Sender ermöglichten es auch, die Wanderungen und das Schicksal abgewanderter Tiere zu verfolgen.





Ergebnisse

Die „verlängerte Jungenfürsorge"-Hypothese

Die Jungtiere der verschiedenen Murmeltierarten wachsen während der aktiven Zeit etwa gleich schnell. Alpine Arten brauchen dennoch wesentlich länger, um das Adultgewicht zu erreichen, weil die deutlich kürzeren Sommer in ihrem Lebensraum pro Jahr nur eine kurze Zeit der Nahrungsaufnahme und des Wachstum zulassen (BARASH 1974, BARASH 1973). In dieses Bild, das ursprünglich aufgrund von Befunden an amerikanischen Arten entworfen wurde, fügen sich Alpenmurmeltiere gut ein. Wie ihre amerikanischen Vetter aus den Hochlagen der Rocky Mountains erreichen sie erst im Laufe ihres dritten Lebensjahres die volle Größe und das Gewicht erwachsener Tiere (siehe Kap. „Allgemeine Biologie und Lebensweise des Alpenmurmeltieres").

Unzureichendes Körpergewicht könnte sehr wohl der Grund sein, warum in unserer Studie Junge und Jährlinge praktisch nie abwanderten. Wenn sie aus der Untersuchungspopulation verschwanden, dann waren so gut wie sicher Fuchs oder Adler daran

Abb. 3:
Gesamtzahl der geschlechtsreifen, rangtiefen Murmeltiere, die im Frühjahr nach dem Winterschlaf noch in ihrer Geburtsgruppe lebten. Die altersbedingte Abnahme ist nicht auf Todesfälle zurückzuführen, vielmehr gilt: je älter Nachkommen werden, um so wahrscheinlicher wandern sie ab oder erreichen den Status eines territorialen Tieres mit höchstem Rang direkt in der Geburtsfamilie. Von den Sechsjährigen verblieb keines mehr ein weiteres Jahr in untergeordnetem Rang.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

schuld (ARNOLD 1990b). Nur zweimal kam es vor, daß bereits Jährlinge eine Familie gründeten. In beiden Fällen handelte es sich um Jungtiere, die wir zu Winterschlafstudien im Spätsommer ins Labor gebracht hatten. Die gute Pflege und wesentlich energiereichere Nahrung, die sie dort erhielten, führte zu einem enormen Wachstumsschub. Im folgenden Frühjahr, als wir die nun Einjährigen in ihre alten Wohngebiete zurückbrachten, hatten sie ein Körpergewicht, wie es sonst nur Zweijährige aufwiesen und wanderten prompt auch ab.

Bei den zweijährigen und älteren Tieren spielte dagegen das Körpergewicht offensichtlich keine Rolle mehr für die Entscheidung, ob ein Individuum noch ein weiteres Jahr in der Geburtsgruppe verblieb oder abwanderte. In diesen Altersgruppen hatten später abwandernde Tiere nach dem Erwachen aus dem Winterschlaf das gleiche Gewicht wie Tiere, die noch ein weiteres Jahr blieben. Das galt sowohl für Männchen, als auch für Weibchen (Abb. 2). Da die Abwanderung hauptsächlich kurz nach der jährlichen Frühjahrswägung, im April und Mai stattfindet, kann ausgeschlossen werden, daß sich die Körpergewichte zwischenzeitlich noch wesentlich verändert hatten.

Ein weiterer Befund, der beim Alpenmurmeltier gegen die Gültigkeit der „verlängerten Jungenfürsorge"-Hypothese spricht, sind die Geschlechtsunterschiede im Abwanderungsalter. Weibchen verlassen ihre Geburtsgruppe signifikant in jüngeren Jahren als Männchen, obwohl sie nicht schneller erwachsen werden (ARNOLD 1990a). Das mittlere Abwanderungsalter betrug bei den Weibchen 2,8 Jahre (Bereich 2-6 Jahre, Stichprobengröße (n)= 66) und bei den Männchen 3,2 Jahre (Bereich 2-6 Jahre, n=114). Zusammen mit der Überproduktion von Männchen (siehe Kap. „Allgemeine Biologie und Lebensweise des Alpenmurmeltieres") führt dieser Geschlechtsunterschied in der Abwanderungstendenz zu einem deutlichen Überhang der Männchen. Im Mittel lebten in den 256 während des Untersuchungszeitraums beobachteten Alpenmurmeltiergruppen 1,2 rangtiefe Männchen (Bereich 0-8), aber nur 0,7 rangtiefe Weibchen (Bereich 0 bis 10) (FREY-ROOS 1998) (Abb. 3).

Die Risikovermeidungshypothese

Das Verhalten und das Schicksal der abgewanderten Murmeltiere, die mit Telemetriesendern versehenen waren, konnte in dieser Studie beinahe lückenlos dokumentiert werden. Die Tiere zogen auf der Wanderschaft stets alleine und sehr häufig entlang von Wegen, Waldrändern oder Geländestrukturen. Kaum eines durchquerte geschlossene Waldbereiche und wenn, wurden zumindest Wildwechsel benutzt. Ebenso wurde das Überschreiten von offenen Flächen ohne Strukturen vermieden. Streiften Murmeltiere in Gebieten herum wo bereits früher ein anderes vorbeigezogen war, wurde wenigstens in einzelnen Abschnitten dieselbe Wanderroute eingeschlagen und vielfach wurden von verschiedenen wandernden Murmeltieren dieselben Übernachtungslöcher aufgesucht (FREY-ROOS 1998).

Fehlende Ortskenntnis, Mangel an Unterschlupfen, Unübersichtlichkeit des Geländes, vor allem aber die Einsamkeit machen die Wanderschaft für ein Alpenmurmeltier zu einem äußerst gefährlichen Unterfangen. Haben sie sich von ihrer Heimatalm einmal mehr als 500 m, d.h. aus dem vertrauten Bereich heraus entfernt, fallen viele von ihnen Raubfeinden zum Opfer. Von 22 mit Sendern versehenen Auswanderern starben 7 bis zum Beginn des nächsten Winterschlafes (FREY-ROOS 1998). Die gefährlichste Phase ist aber der kommende Winter. Gelingt es abgewanderten Tieren nicht bis zum Herbst territorial zu werden und damit zur ansässigen Lebensweise zurückzukehren, dann sind sie gezwungen alleine zu überwintern, meistens auch noch in minderwertigen Bauen. Entsprechend hoch ist ihre Wintersterblichkeit: von 7 mit Telemetriesendern versehenen Wanderern überlebten nur 3 den Winter. Etwas besser erging es Murmeltieren, die es schafften ein geeignetes Gebiet und eine Partner zu finden. Von 108 in Paaren überwinternden Tieren überlebten nur 14 die Winterschlafzeit nicht – eine signifikant geringere Sterblichkeitsrate als bei alleine überwinternden Tieren ($p = 0{,}016$; (FREY-ROOS 1998)). Paare hatten allerdings immer noch eine höhere Wintersterblichkeit als Tiere, die in größeren Gruppen überwinterten (ARNOLD 1993b).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Von den nicht mit Sendern versehenen Tieren wurden nur 4 Prozent der Abwanderer, die es nicht schafften im Jahr der Abwanderung wieder territorial zu werden, in folgenden Jahren wiedergesehen (n = 109). Obwohl diese Zahl die wirkliche Sterblichkeit vermutlich überschätzt, da Verschwinden nicht unbedingt mit Tod gleichzusetzen ist, so unterstreicht sie doch die Befunde aus der Telemetriestudie über die Gefährlichkeit der Wanderschaft. Ansässige Alpenmurmeltiere sind dagegen deutlich weniger gefährdet (ARNOLD 1990b): Von den 2- bis 8jährigen starben pro Jahr nur etwa 5 Prozent durch Raubfeinde oder während des Winters. Erst gegen Ende der maximalen Lebensspanne von 12 Jahren traten höhere Sterblichkeitsraten auf.

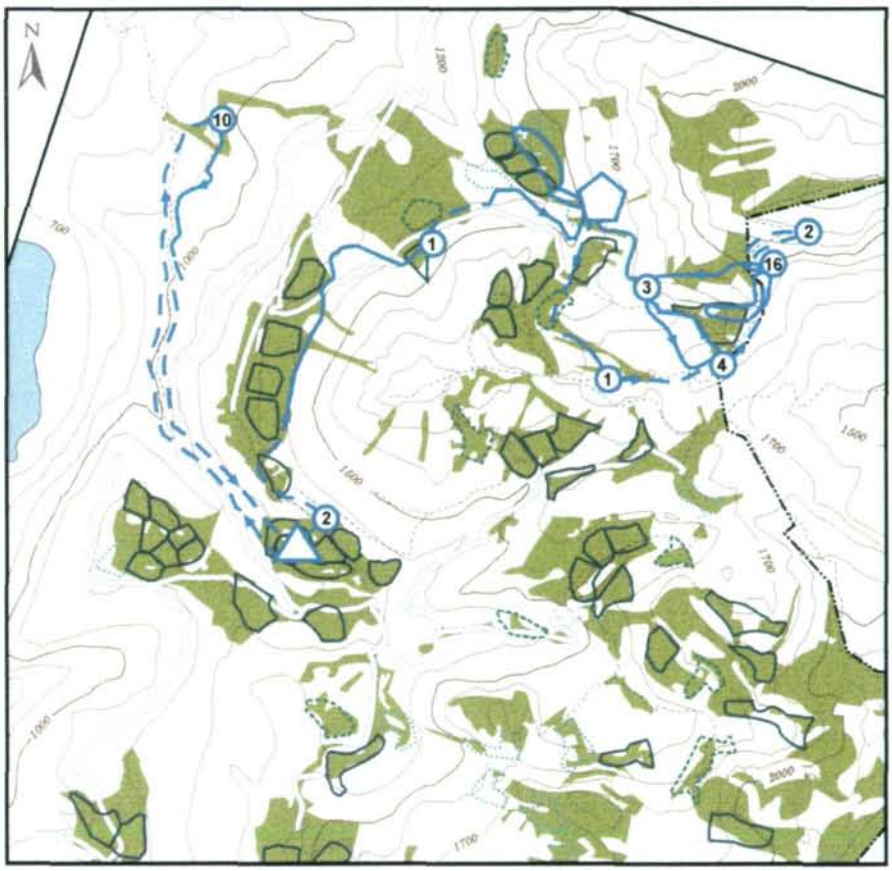


Abb. 4:
Beispiel einer langen Wanderroute. Die Abbildung zeigt die Wanderstrecke eines fünfjährigen Männchens, das im Frühjahr sein Geburtsgebiet verließ und sich im Herbst in einem verlassenen Murmeltierrevier niederließ. Weit abwandernde Murmeltiere kehrten nur selten wieder in die Nähe ihres Geburtsortes zurück.

Die Wanderschaft birgt für Murmeltiere aber nicht nur Risiken, sondern eröffnet auch hohe Aussichten auf Erfolg. Wanderer durchstreifen ein vergleichsweise großes Gebiet (Luftlinie bis zu 6 km, Abb. 4). Die Chance eines Wanderers auf ein verwaistes Gebiet zu treffen (im Untersuchungsgebiet waren pro Jahr durchschnittlich 9 Prozent der Murmeltierterritorien unbewohnt), oder eine Gruppe zu finden, deren dominantes Tier so schwach ist, daß es vertrieben werden kann, ist relativ hoch. Die Telemetrieuntersuchungen ergaben eine Erfolgsrate von etwa 50 Prozent. Nicht abwandernde Tiere haben dagegen deutlich geringere Chancen, zum Territoriumsbesitzer zu werden. Ihnen bleibt nur die Möglichkeit, das Geburtsgebiet oder ein angrenzendes Territorium zu übernehmen, was pro Jahr lediglich etwa 8 Prozent schafften.

Zusammenfassend ist festzuhalten, daß die zwar bescheidene, aber doch vorhandene Möglichkeit, auch ohne Abwanderung zum Territoriumsbesitzer zu werden und das hohe Mortalitätsrisiko während der Wanderschaft für die Gültigkeit der „Risikovermeidungs"-Hypothese sprechen. Als alleinige Erklärung für die Evolution später Abwanderung kann diese Hypothese aber ebenfalls nicht befriedigen, denn kein Murmeltier blieb über das 6. Lebensjahr hinaus als rangtiefes Tier in seinem Geburtsgebiet (Abb. 3). Irgendwann hält offensichtlich auch ein hohes Risiko die Tiere nicht mehr von der Suche nach einem eigenen Territorium ab.

Die Helferhypothese

Neben dem Alter und dem Geschlecht beeinflußt auch die Zusammensetzung einer Gruppe die Abwanderungstendenz der schon erwachsenen Nachkommen. Die Anwesenheit jüngerer Geschwister (Junge des Jahres oder Jährlinge) in einer Gruppe führt dazu, daß die dort lebenden rangtiefen, aber schon erwachsenen Tiere eher noch ein weiteres Jahr bleiben (ARNOLD 1993b). Dieser Befund legte nahe, daß die älteren Geschwister in irgendeiner Weise bei der Aufzucht der Jungtiere helfen und besonders dann noch weiter bleiben, wenn sie gebraucht werden.

Zunächst vermuteten wir, daß eine größere Zahl erwachsener Tiere in einer Gruppe zu verbesserter Raubfeindvermeidung durch eine höhere Aufmerksamkeit führt. Es ist von vielen Tierarten bekannt, daß Individuen in größeren Gruppen besser geschützt sind, da viele Augen mehr sehen und Raubfeinde des-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

halb leichter entdeckt werden. Hinzu kommt, daß jedes einzelne Tier, trotz allgemein höherer Sicherheit, nur weniger Zeit aufmerksam sein muß - Zeit die z.B. für vermehrte Nahrungsaufnahme genutzt werden kann. In unserer Untersuchungspopulation fanden wir allerdings keine Hinweise dafür, daß die Sterblichkeit während des Sommers in großen Gruppen geringer wäre (ARNOLD 1990b). Vermutlich lag dies daran, daß die „Pfiffe" der Murmeltiere weit zu hören sind und die Tiere auch von Warnrufen aus benachbarten Gruppen profitieren. Bezüglich der Raubfeindabwehr kommt es bei Murmeltieren offensichtlich nicht darauf an einer großen Gruppe anzugehören um rechtzeitig vor Gefahren gewarnt zu werden, sondern vielmehr darauf in einer Kolonie mit mehreren Familiengruppen zu leben – der typischen Siedlungsform des Alpenmurmeltieres.

Die Gruppengröße beeinflußte allerdings die Sterblichkeit während des Winters; Tiere die in größeren Gruppen Winterschlaf hielten, überlebten wahrscheinlicher. Waren jedoch Jungtiere in einer Gruppe anwesend, dann war dieser Effekt nicht mehr nachweisbar, offensichtlich weil er von stärkeren überlagert wurde. Die Zahl der gemeinsam überwinternden Tiere hatte in diesen Gruppen keinen signifikanten Einfluß mehr auf das Überleben, dafür aber jetzt die Zusammensetzung der Gruppe. Vor allem galt dies für die Individuenklassen mit der höchsten Wintersterblichkeit, die Jungtiere und territorialen Tiere (ARNOLD 1993b). Diese überlebten um so wahrscheinlicher den Winter, je mehr erwachsene, insbesondere männliche Nachkommen des territorialen Paares, bzw. erwachsene Brüder der Jungen in der Überwinterungsgruppe waren. (Abb. 5).

Die detaillierte Analyse der Winterschlafgewichtsverluste zeigte, daß die Effekte der Gruppengröße, bzw. deren Zusammensetzung auf die Sterblichkeit und der Verwandtschaftseffekt mit unterschiedlichen Energieausgaben während des Winters zu tun haben. Grundsätzlich verlieren die Tiere aufgrund geringerer Wärmeverluste weniger an Gewicht, je größer die gemeinsam überwinternde Gruppe ist (ARNOLD 1993a, ARNOLD 1990b). Die Überwinterung in größeren Gruppen ist also für alle Beteiligten nicht nur bezüglich des Überlebens von Vorteil, sondern auch für wichtige Aspekte des Murmeltierlebens im nächsten Sommer, wie Fortpflanzung oder Abwanderung. Da Murmeltiere nach dem Erwachen aus dem Winterschlaf noch längere Zeit von ihren verbliebenen Fettreserven zehren, ist es für sie von großer Bedeutung, den Winterschlaf mit möglichst geringem Fettverbrauch zu überstehen. Nun hatten aber Eltern und ältere Geschwister, vor allem die Männchen, höhere Gewichtsverluste, wenn sie mit Jungen des Jahres überwintern, ganz im Gegensatz zu Gruppenmitglieder die nicht mit den Jungen verwandt waren; deren Gewichtsabnahme unterschied sich nicht von der von Tieren, die ohne Junge überwinterten (Abb. 6).

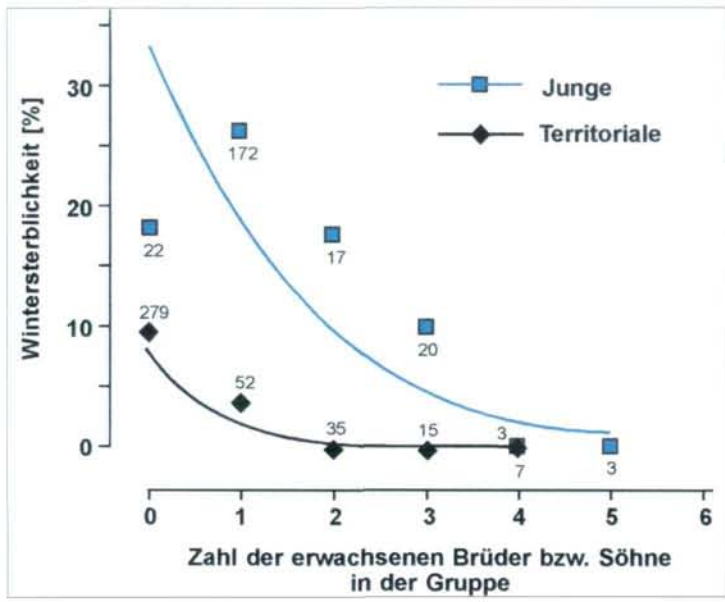


Abb. 5: Der Einfluß der Anwesenheit erwachsener Söhne in einer Winterschlafgruppe auf die Wahrscheinlichkeit daß junge Murmeltiere bzw. ihre Eltern (territoriale Tiere) die Überwinterung überlebten (Kurven: logistische Regressionslinien nach Korrektur des Einflusses der Winterhärte auf die Sterblichkeit, Zahlen bei den Symbolen: Stichprobengrößen, nach ARNOLD 1993a).

Dieses Ergebnis bewies, daß höhere Gewichtsabnahme nicht einfach eine unvermeidliche Folge der Anwesenheit von Jungtieren im Winterbau war, sondern daß Eltern und ältere Geschwister offensichtlich freiwillig Leistungen zugunsten junger Geschwister oder Nachkommen erbrachten. Über die direkte telemetrische Untersuchung des Thermoregulationsverhaltens während des Winterschlafes im natürlichen Lebensraum konnten wir dann nachweisen, daß die höheren Energieausgaben der älteren Tiere auf aktives Wärmen der Jungtiere zurückzuführen sind (siehe Kap. „Winterschlaf des Alpenmurmeltieres"). Ohne diese Fürsorge könnten die Jungen ihre

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

erste Überwinterung nicht überleben und wenn Eltern beim Wärmen der Jungen durch schon erwachsene Nachkommen entlastet werden, dann überleben auch sie den Winter wahrscheinlicher (Abb. 5). Am gefährlichsten ist deshalb für Murmeltiere die Gründungsphase einer Familie: Winterschlafgruppen, die nur aus Eltern und ihrem ersten Wurf bestehen, starben häufig ganz aus (ARNOLD 1990b).

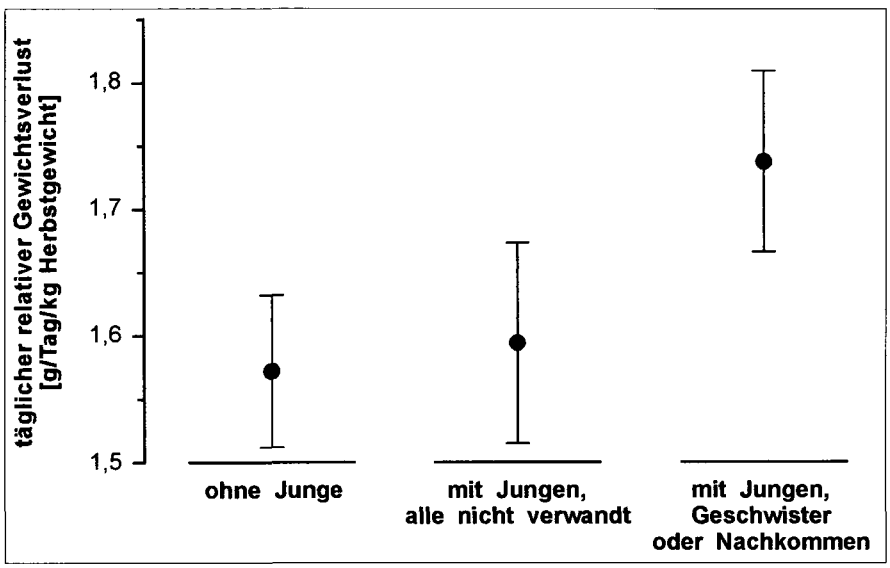


Abb. 6:
Tägliche Gewichtsabnahme je kg Körpergewicht während des Winterschlafes von einjährigen und älteren Murmeltieren, die ohne Jungtiere, mit nicht verwandten Jungen, bzw. mit eng verwandten Jungtieren überwinterten (Mittelwerte und 95 % Vertrauensbereiche, nach ARNOLD 1995).

Die verbesserten Überlebenschancen von Jungen und Eltern, die durch die Hilfe älterer Nachkommen beim Wärmen der Jungen entstehen, begünstigten die Evolution der späten Abwanderung (ARNOLD 1993b). Vollgeschwister tragen durchschnittlich zur Hälfte identisches Erbgut und haben damit zueinander den gleichen Verwandtschaftsgrad wie Eltern und Nachkommen. Aufgrund dieser engen Verwandtschaft geben „Helfer" über verbessertes Überleben ihrer jungen Geschwister und ihrer Eltern auf indirekte Weise abstammungsgleiche Kopien ihrer Gene an die nächste Generation weiter. Für evolutionsbiologische Betrachtungen, wie sie hier angestellt werden, ist aber die gesamte genetische „Fitness" eines Tieres ausschlaggebend, d.h. die Summe des direkten und indirekten Fortpflanzungserfolges. Die indirekte Fitnesskomponente der Helfer kann daher entscheidend dazu beitragen, daß sich bei Murmeltieren Gene, die bewirken, daß ihre Träger lange in der Familie verbleiben und bei der Aufzucht jüngerer Geschwister helfen, in der Population ausbreiten und erhalten.

Diskussion

Jede der Hypothesen zur Erklärung verzögerter Abwanderung erfuhr durch die Ergebnisse unserer Untersuchung zwar eine gewisse Unterstützung, aber keine kann alleine umfassend beantworten, welche Nutzen rangtiefe Alpenmurmeltiere aus der verzögerten Abwanderung ziehen. Solche Nutzen müssen aber vorhanden sein, um die Einbußen durch die stark eingeschränkten Fortpflanzungschancen rangtiefer Männchen und die völlig unterdrückte Fortpflanzung bei rangtiefen Weibchen auszugleichen (siehe Kap. „Reproduktion und Paarungssystem bei Alpenmurmeltieren"). Ohne eine derartige Kompensation würde eine erbliche Tendenz zu langem Verbleib in der Elternfamilie in der natürlichen Selektion nicht bestehen können und auf lange Sicht aus der Murmeltierpopulation verschwinden.

Um den Anpassungswert verzögerter Abwanderung und damit die evolutive Ursache des Soziallebens bei Murmeltieren zu verstehen, müssen alle Folgen der Entscheidung „Bleiben" oder „Abwandern" auf den gesamten Lebenszeitfortpflanzungserfolg eines Individuums bedacht werden. Die Vermeidung des hohen Sterblichkeitsrisikos der Wanderschaft scheint für junge Tiere die beste Strategie zu Maximierung des Lebenszeitfortpflanzungserfolges zu sein, insbesondere für noch nicht erwachsene Tiere, die wohl kaum in der Lage wären, ein Territorium zu erobern. Junge Tiere haben noch ihr ganzes Leben vor sich und sollten ihr hohes, zukünftiges Fortpflanzungspotential nicht leichtfertig aufs Spiel setzen. Außerdem haben auch nicht abwandernde Tiere – praktisch risikolos – gewisse Chancen, zum Revierbesitzer zu werden. Mit zunehmendem Alter wird jedoch die noch verbleibende Zeit zur Fortpflanzung immer kürzer und es wird immer lohnender, auf eine Strategie des hohen Risikos zu setzen, um damit die Erfolgschancen zu erhöhen. Auf der Suche nach einem Territorium durchstreifen Wanderer ein großes Gebiet, wodurch ihre Aussichten auf die Übernahme einer territorialen Position oder das Auffinden eines verlassenen Reviers maßgeblich gesteigert werden. Das mit der Wanderschaft verbundene, deutlich höhere Sterblichkeitsrisiko wiegt andererseits um so

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

weniger, je älter ein Tier wird, denn je näher es an sein Lebensende kommt, umso geringer wird der zukünftig noch mögliche Fortpflanzungserfolg.

Zur Vorhersage des Abwanderungsalters, mit dem ein Murmeltier theoretisch den maximalen Lebenszeitfortpflanzungserfolg erzielen würde, entwickelten wir zusammen mit Prof. HAMMERSTEIN von der Humboldt-Universität in Berlin (D) ein dynamisches Evolutionsmodell, das die entscheidenden, empirisch an der Untersuchungspopulation in Berchtesgaden bestimmten Parameter und ihre Veränderung mit dem Lebensalter und mit der Gruppenzusammensetzung berücksichtigt (ARNOLD, FREY-ROOS & HAMMERSTEIN, unveröffentlicht). Diese Parameter sind (1) die Chance, durch Abwandern oder Bleiben zum Territoriumsbesitzer zu werden, (2) die jährliche Überlebenschancen von Wanderern und ansässigen Tieren, (3) der jährliche Reproduktionserfolg territorialer Tiere und (4) die direkten und indirekten Fitnessgewinne rangtiefer Tiere. Das berechnete optimale Abwanderungsalter von drei Jahren stimmte mit den Befunden aus dem Freiland gut überein. Ebenso korrekt sagte das Modell voraus, daß Männchen später abwandern als Weibchen, da sich die Söhne des territorialen Männchens trotz tieferen Rangs in gewissem Maße fortpflanzen können, und daß die Möglichkeit indirekter Fitnessgewinne zu späterer Abwanderung führt.

Mit der Modellierung gelang es, die wesentlichen, für die Evolution des sozialen Systems von Murmeltieren verantwortlichen Selektionskräfte zu identifizieren. Späte Abwanderung evoluiert, wenn die Überlebenschancen von frühen Abwanderern deutlich schlechter sind, als die gleichaltriger ansässiger Tiere und wenn Fitnessgewinne (direkte oder indirekte) schon vor der Abwanderung trotz tiefen Rangs, möglich sind. Beide Bedingungen sind im Gebirge gegeben. Der entscheidende Test des Modells, eine vergleichende Untersuchung am einzelgängerischen Waldmurmeltier, steht allerdings noch aus.

Danksagung

Der Nationalparkverwaltung Berchtesgaden danken wir für die Bereitstellung der Unterkunft und für die organisatorische Hilfe. Finanziert wurde die Untersuchung mit Mitteln der Max-Plank-Gesellschaft (D) und der Deutschen Forschungsgemeinschaft. Den zahlreichen Praktikanten und Helfern danken wir für ihre nicht immer leichten Einsätze. Einen speziellen Dank möchten wir A. TÜRK, L. BALS und P. HEINECKE aussprechen. Besonders danken wir Dr.med.vet. G. von HEGEL und Dr.med.vet. C. WALZER, die den Murmeltieren die Sender implantierten und für eine optimale veterinärmedizinische Betreung sorgten.

Zusammenfassung

Die Arten der Gattung *Marmota* unterscheiden sich hinsichtlich ihrer sozialen Organisation beträchtlich. Diese Unterschiede sind in erster Linie darauf zurückzuführen, in welchem Alter die Nachkommen die Geburtsgruppe verlassen und sich auf die Suche nach einem Gebiet zur eigenen Fortpflanzung begeben. Bei Arten, die in unwirtlichen Lebensräumen mit kurzen Vegetationsperioden und harten Wintern vorkommen, wie das Alpenmurmeltier (*Marmota marmota*), wandern die Nachkommen erst sehr spät ab, wodurch große Gruppen entstehen. Drei Hypothesen zur Erklärung der Evolution verzögerter Abwanderung werden hier überprüft: (1) Verlängerte elterliche Fürsorge, d.h. verlängerte Tolerierung der Nachkommen in der Gruppe, damit die Nachkommen eine Körpergröße erreichen, die eine erfolgreiche Abwanderung ermöglicht. (2) Nachkommen verbleiben solange wie möglich in der Geburtsgruppe, weil sie das hohe, mit der Abwanderung verbundene Risiko vermeiden. (3) Nachkommen verbleiben in der Geburtsgruppe, weil sie als „Helfer" beim Wärmen von Jungtieren während des Winterschlafes gebraucht werden.

Unsere Daten unterstützen jede dieser Hypothesen in gewisser Hinsicht, aber keine von ihnen kann die späte Abwanderung von Alpenmurmeltieren umfassend erklären. Es

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

wurde daher ein dynamisches Modell entwickelt, das alle empirisch ermittelten Konsequenzen verzögerter Abwanderung für die genetische Fitness der Tiere integrierte, um das evolutionsstabile optimale Abwanderungsalter zu bestimmen. Das Modell sagte vorher, daß Alpenmurmeltiere durchschnittlich in einem Alter von 3 Jahren abwandern sollten und Weibchen früher als Männchen, um maximalen Lebenszeitfortpflanzungserfolg zu erzielen. Beide Vorhersagen der Modellrechnung stimmten mit den Befunden aus der Freilandstudie gut überein und bestätigten, daß der gemeinsame Winterschlaf von Gruppenmitgliedern und das Wärmen von Jungtieren während des Winters Schlüsselvariable für das Verständnis von verzögerter Abwanderung und sozialem Leben bei Murmeltieren sind.

Literatur

ARMITAGE K.B. (1984): Marmot polygyny revisited: determinants of male and female reproductive strategies. — In: RUBENSTEIN D.I. & R.W. WRANGHAM (Hrsg.), Ecological aspects of social evolution, Princeton University Press, Princeton, pp. 303-331.

ARMITAGE K.B. (1987): Social dynamics of mammals - reproductive success, kinship and individual fitness. — Trends Ecol. Evol. **2**: 279-284.

ARMITAGE K.B. (1999): Evolution of sociality in marmots. — J. Mammal. **80**: 1-10.

ARNOLD W. (1990a): The evolution of marmot sociality: I. Why disperse late? — Behav. Ecol. Sociobiol. **27**: 229-237.

ARNOLD W. (1990b): The evolution of marmot sociality: II. Costs and benefits of joint hibernation. — Behav. Ecol. Sociobiol. **27**: 239-246.

ARNOLD W. (1993a): Energetics of social hibernation. — In: CAREY C., FLORANT G.L., WUNDER B.A. & B. HORWITZ (Hrsg.), Life in the Cold: Ecological, Physiological, and Molecular Mechanisms, Westview Press, Boulder, pp. 65-80.

ARNOLD W. (1993b): Social evolution in marmots and the adaptive value of joint hibernation. — Verh. Dtsch. Zool. Ges. **86**(2): 79-93.

ARNOLD W. (1995) Social behaviour and telemetric assessment of thermoregulation in hibernating marmots. — In: ALLEVA E., FASOLO A., LIPP H.P., NADEL L. & L. RICCERI (Hrsg.), Behavioural brain research in naturalistic and semi-naturalistic settings, Kluwer, Amsterdam, pp. 395-411.

BARASH D.P. (1973): The social biology of the Olympic marmot. — Anim. Behav. Monog. **6**: 171-249.

BARASH D.P. (1974): The evolution of marmot societies: a general theory. — Science **185**: 415-20.

BARASH D.P. (1989): Marmots. — Stanford University Press, Stanford, California.

FREY-ROOS F. (1998): Geschlechtsspezifisches Abwanderungsmuster beim Alpenmurmeltier (*Marmota marmota*). — Dissertation Philipps-Universität Marburg, Görich & Weiershäuser, Marburg.

Anschrift der Verfasser:

Univ.Prof. Dr. Walter ARNOLD
Dr. Fredy FREY-ROOS
Forschungsinstitut für Wildtierkunde und Ökologie
Veterinärmedizinische Universität Wien
Savoyenstraße 1
A-1160 Wien
Austria
e-mail: walter.arnold@vu-wien.ac.at